

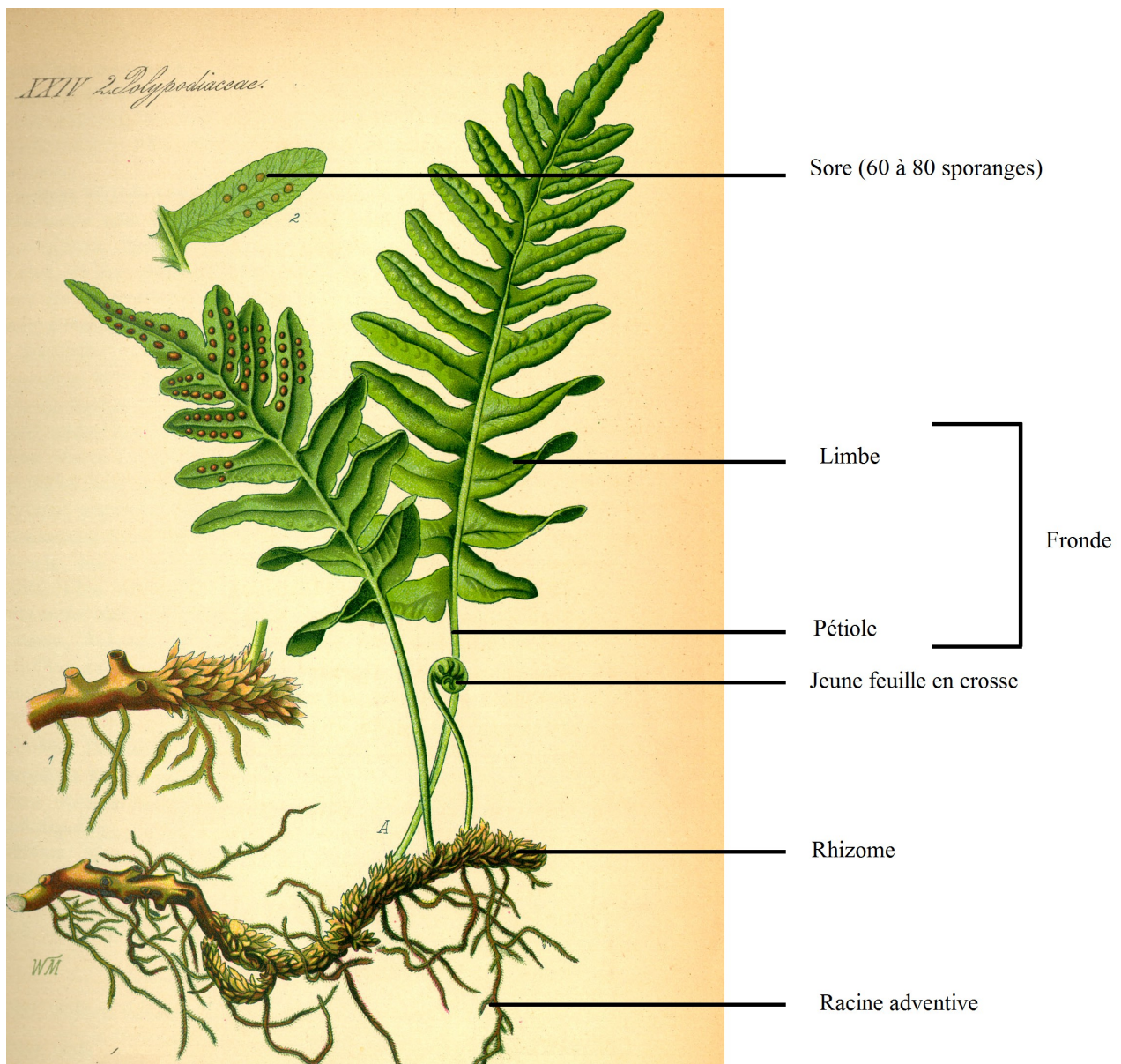
LA REPRODUCTION SEXUEE DES FILICOPHYTES

Le groupe des filicophytes existe depuis le carbonifère où cette espèce était prédominante dans les forêts houillères. Il est actuellement majoritairement représenté par les fougères, qui se présentent sous forme d'herbacé de sous-bois qui prédominent dans les zones tropicales sous forme arborescente ou **épiphyte** (= qui poussent sur d'autres végétaux). L'appareil végétatif des fougères présente un xylème à trachéides lignifiés qui permet de les classer parmi les trachéophytes, des grandes feuilles qui permettent de les classer parmi les euphyllophytes, et ne possède pas de tissus secondaires ni de fleurs.

Nous verrons ici les caractéristiques de leur reproduction sexuée, qui est donc sans fleur, contrairement au **phanérogames**. Nous prendrons essentiellement l'exemple du **polypode**, une petite fougère commune en France.

I) Le sporophyte (2n) et la production des spores (n)

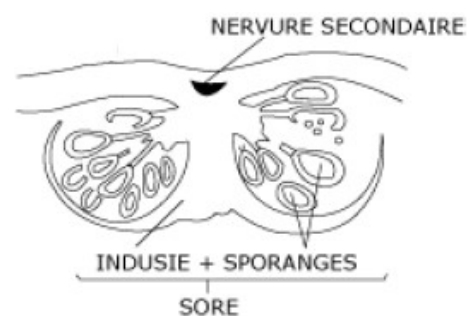
1) Appareil végétatif du sporophyte



Le polypode vulgaire (*Polypodium vulgare*) apparaît sous la forme de touffes de grandes feuilles serrées à limbe vert profondément lobé. Les jeunes feuilles sont enroulées en crosse. On emploie le terme de **fronde** pour désigner la feuille car la croissance du limbe se prolonge plus ou moins longtemps après l'étalement du limbe, contrairement aux Spermatophytes.

L'axe horizontal ramifié est un **rhizome** car il porte directement les feuilles aériennes (et les cicatrices des anciennes feuilles). Il est recouvert d'écailles brunes, formées d'une seule assise de cellules mortes, qui correspondent à des feuilles atrophiées. On note la présence d'une assise de cellules chlorophylliennes dans les parties jeunes du rhizome et la présence de bourgeons où est localisé un point végétatif assurant la croissance de l'organe. Les racines adventives, souvent ramifiées de façon dichotomique, possèdent une assise pilifère et une coiffe.

La reproduction sexuée du polypode vulgaire s'étale de la fin du printemps au début de l'automne. Elle est d'abord révélée par la présence des **sporangies** mis en place à la face inférieure des frondes où ils sont répartis en petits groupes : les **sore** (chaque sore comporte de 60 à 80 sporanges) formant des tâches oranges sur le limbe.

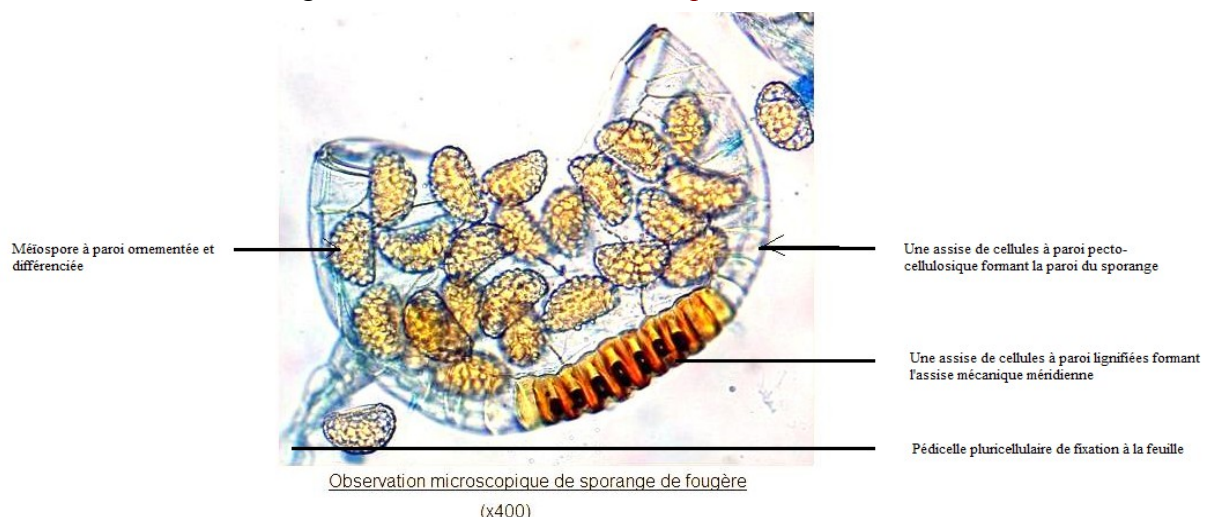


Le polypode présente donc un **cormus** c'est-à-dire un appareil végétatif avec une tige, des feuilles et des racines, comme la plupart des plantes terrestres. Le polypode vulgaire est une plante vivace, son appareil végétatif s'édifie année après année et il passe la mauvaise saison dans le sol à l'état de rhizome.

2) Production et libération des méiospores

A) Organisation des sporanges et des méiospores

Morphologiquement, le sporange est formé d'un **pédicelle** fixateur surmonté d'un sac ovoïde (200-300 μm) à paroi pluricellulaire. La paroi d'un sporange est formée d'une seule assise de cellules à paroi pecto-cellulosique et présente une rangée méridienne de cellules en saillie dont les parois internes et latérales sont lignifiées, c'est l'**assise mécanique**.



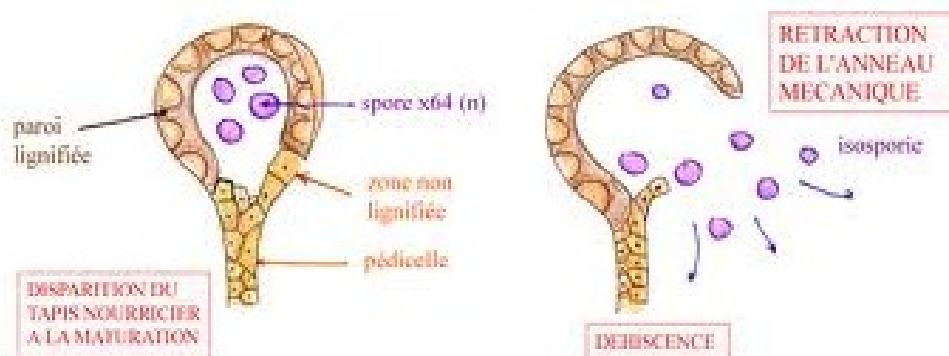
Les sporanges sont des organes spécialisés producteurs des **méiospores**. À maturité, chaque sporange contient 64 méiospores. Réniformes et toutes identiques (25 μm), les méiospores sont des cellules dotées d'un noyau haploïde, d'un cytoplasme très déshydraté, riche en réserves et renfermant des chloroplastes et des mitochondries. Les méiospores sont entourées d'une paroi à double couche. La paroi externe est l'**exine**, épaisse et imprégnée de **sporopollénine** présentant une surface ornementée ; la paroi interne, l'**intine**, couche interne mince et cellulosopectique. La sporopollénine est une substance hydrophobe et imputrescible. Très résistante aux agents d'hydrolyse (acides concentrés, enzymes), seul l'acide fluorhydrique en vient à bout. Sa nature reste donc méconnue et elle est considérée comme un polymère oxydé de caroténoïdes et d'esters de caroténoïdes.



Comme toute la plante feuillée, le sporange est constitué de cellules diploïdes (2N). Au sein du jeune sporange, l'une des cellules (2N) vit 4 mitoses successives aboutissant à la formation de 16 cellules diploïdes : les cellules mères des spores. Chacune de ces cellules vit ensuite la méiose donnant ainsi naissance à 4 méiospores haploïdes. Les méiospores sont groupées par quatre ; c'est pourquoi elles sont aussi appelées tétraspores.

B) Déhiscence du sporange et libération des méiospores

L'ouverture des sporanges survient à la faveur d'une période sèche. La déshydratation des cellules de l'assise mécanique conduit à leur rétrécissement individuel, à la courbure de l'ensemble de l'assise mécanique et à la déchirure de la paroi du sporange ; c'est la **déhiscence**.

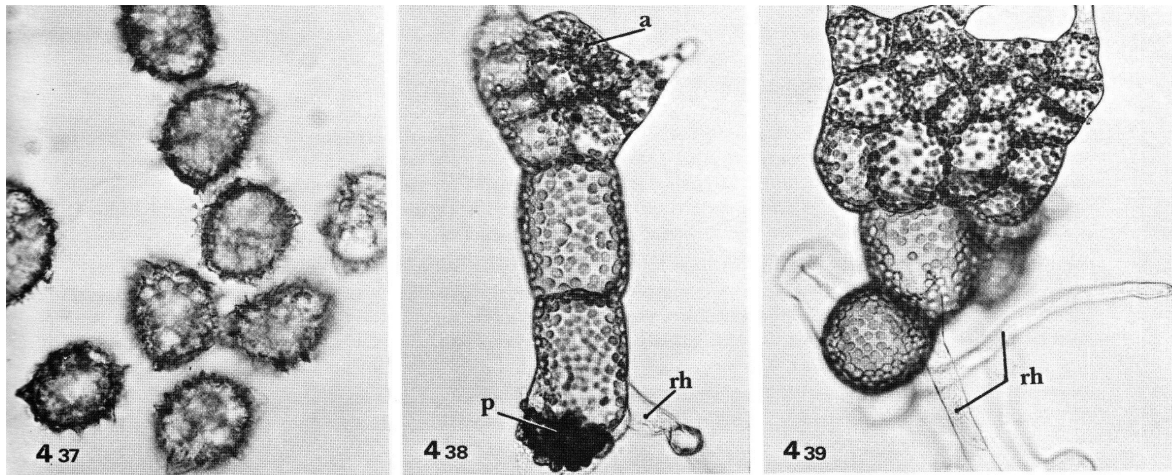


La masse des méiospores est alors exposée à l'air libre ; les méiospores sont ensuite dispersées par le vent. La dissémination de l'espèce se fait donc grâce au vent par les méiospores et ainsi commence une nouvelle génération, c'est à dire une partie de cycle de vie débutant d'une cellule unique qui se développe par mitose. Cette génération qui commence grâce à la spore est une génération gamétophytique, qui est diploïde.

II) Développement des spores et formation du gamétophyte, le prothalle (n)

1) Devenir du méiospore

En conditions favorables (présence d'eau, température clémente), chaque méiospore se réhydrate et entame une série de mitoses. Cette germination forme d'abord un filament de cellules chlorophylliennes.



4-37 à 4-39. Germination de la spore et stades successifs d'édification du prothalle. Polypode.

4-37. Spores à l'état de repos ($\times 300$).

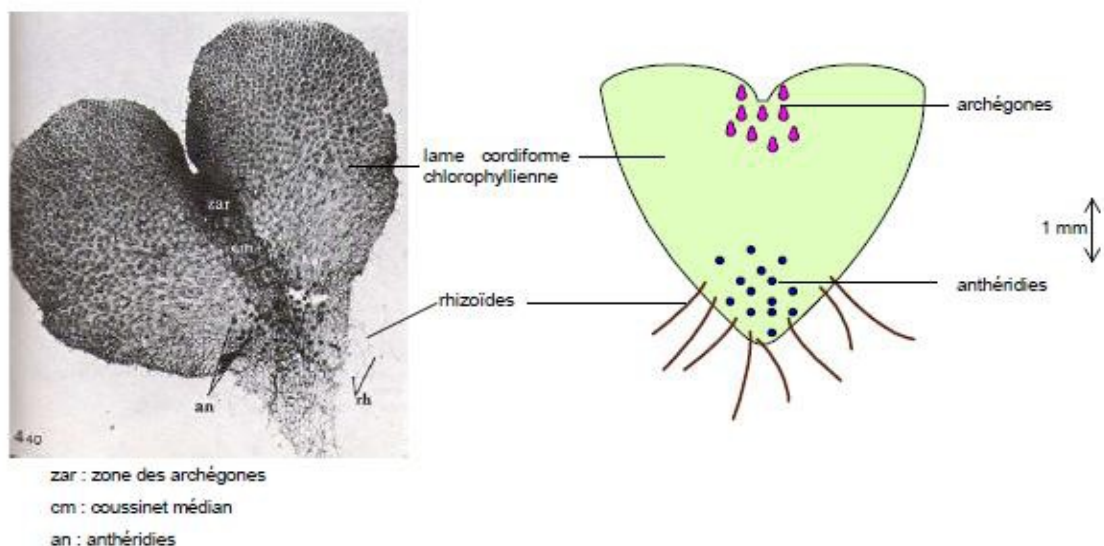
4-38. Passage d'un état filamenteux à une organisation bifaciale ($\times 400$).

4-39. Développement de la lame ($\times 400$).

a, cellule apicale; rh, rhizoïdes; p, paroi de la spore.

2) Le prothalle

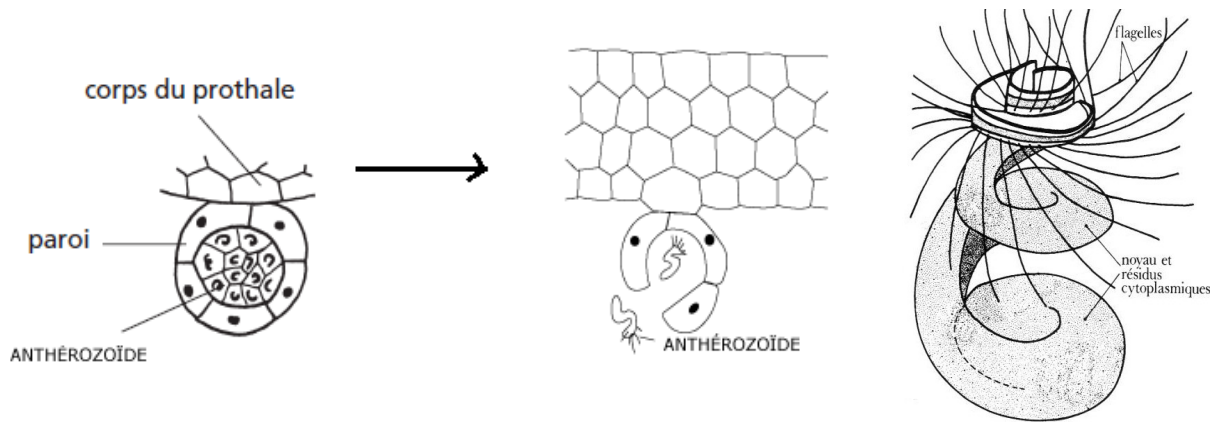
Les filaments s'étalent ensuite en une minuscule lame verte cordiforme : le **prothalle**. Issues par mitoses de la germination de la spore, toutes les cellules du prothalle sont haploïdes. Constitué d'une seule couche de cellules sur ses bords, le prothalle en comporte plusieurs dans sa région centrale plus épaisse (le **coussinet**). Inférieurement, de nombreux **rhizoïdes** (on appelle ainsi des filaments cellulaires sans différenciation) incolores s'enfoncent dans le sol. L'organisme **cordiforme** (= en forme de cœur) ainsi formé est centimétrique. Au niveau du coussinet, à la face inférieure (tournée vers le sol) du prothalle, se développent les gamétanges femelles ou **archégonies** et les gamétanges mâles ou **anthéridies**. Le prothalle est donc **monoïque** (du grec monos = seul et oikos = maison) c'est-à-dire bisexué (ou **hermaphrodite**) et à organes sexuels nettement séparés.



A) Les gamétanges mâles, anthéridies

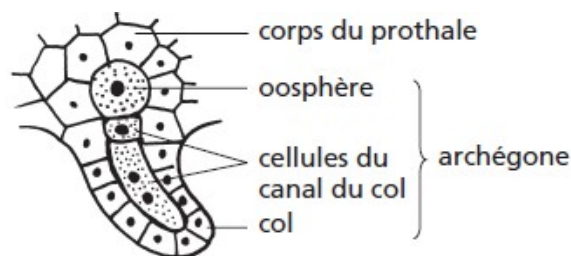
Il s'agit de sphères de petite taille ($50 \mu\text{m}$) à paroi pluricellulaire formée de quatre cellules : une cellule socle, deux cellules annulaires et une cellule couvercle. Au centre, se trouve un massif de trente deux cellules spermatogènes (cinq mitoses à partir d'une cellule-mère). Chaque anthéridie est

donc un organe producteur de gamètes mâles : un gamétange mâle (comme pour le sporange, on utilise la racine ange car il s'agit d'une structure dont la paroi est formée de cellules). Chaque cellule spermatogène se différencie en **anthérozoïde**, il s'agit donc d'une **gamétogénèse améiotique**. À maturité, l'eau fait éclater l'anthéridie : la cellule couvercle laisse les anthérozoïdes sortir. De forme hélicoïdale, ils nagent activement grâce à leurs nombreux flagelles locomoteurs.



B) Les gamétanges femelles, archégones

Près de l'échancrure du prothalle, les archégones se forment plus tard. Chaque archégone est un massif pluricellulaire (100 µm) qui comporte un **col** (formé de quatre files de cinq à sept cellules) qui fait saillie à la face inférieure du prothalle et qui se repère souvent par une structure en croix. Le **ventre** est mal différencié. Un seul gamète femelle, l'**oosphère**, est situé à la base du col (masse volumineuse à la base de l'archégone). L'archégone est un organe producteur du gamète femelle : c'est un gamétange femelle. Un seul zygote se développe normalement par prothalle (suite à la fécondation). Parmi les prothalles, certains portent déjà le jeune sporophyte avec sa première feuille.



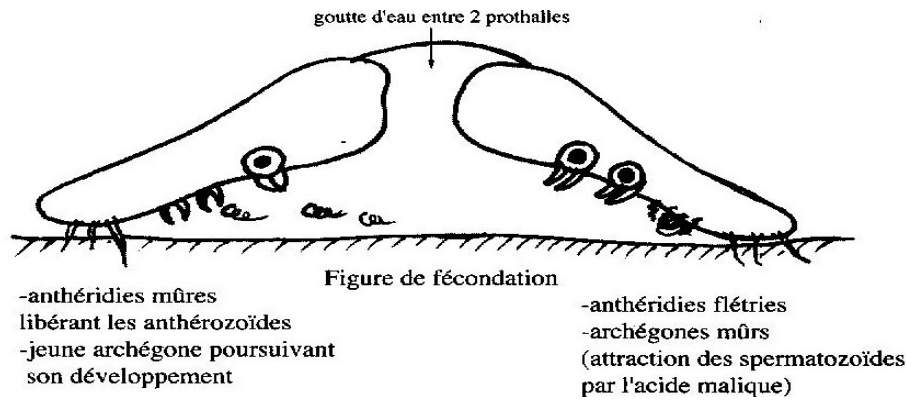
À maturité, les cellules du canal dégèrent et sont remplacées par un **mucilage** (= production riche en glucides hydratés) riche en acide malique.

III) Formation et développement du sporophyte (2n)

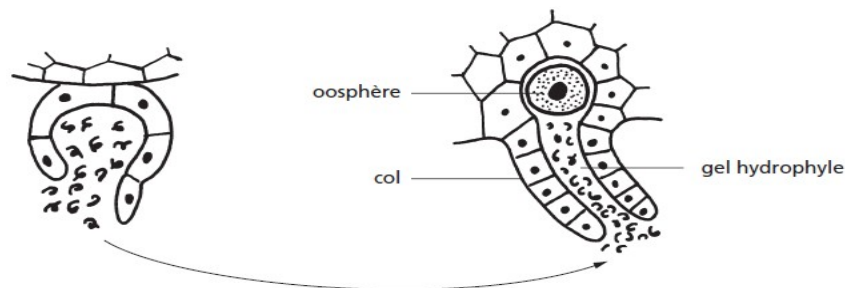
Chez les polypodes, les gamétanges mâles sont matures avant les gamétanges femelles, on parle de **protandrie**, ce qui permet d'éviter une auto-fécondation et donc favorise une **allofécondation**, entre deux prothalles différents, dans le but d'assurer la diversité génétique des générations à venir.

1) La fécondation

La fécondation se réalise entre prothalles proches recouvert par de la rosée. À maturité des prothalles et en présence d'un film d'eau couvrant le sol, les anthéridies s'hydratent, gonflent, s'ouvrent et libèrent leurs anthérozoïdes dans le film d'eau. Les anthérozoïdes se déplacent donc dans le milieu aqueux, c'est ce qu'on appelle une **zoïdogamie** (= fécondation qui met en jeu la nage de gamète mâle par des flagelles, dans un milieu aqueux extra-cellulaire).



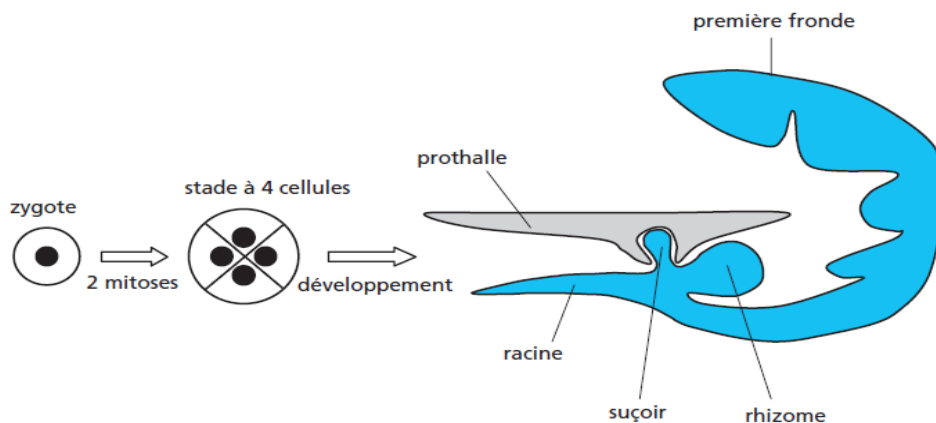
Chez les archégonies, la rangée cellulaire axiale dégénère en un gel hydrophile qui lui aussi s'hydrate, gonfle et provoque l'ouverture du col. Les anthérozoïdes sont alors attirés par **chimiotactisme positif** grâce à la diffusion de l'acide malique. L'oosphère est donc accessible aux anthérozoïdes. Des anthérozoïdes qui remontent le col de l'archégone, un seul fusionne avec l'oosphère ; c'est la fécondation, union de deux cellules haploïdes (les gamètes) formant une cellule diploïde appelée zygote.



La fécondation se fait alors par zoïdogamie, par **anisogamie** (= gamètes mâles et femelles différents) et **oogamie** (= gamète femelle plus grand et immobile et seuls les gamètes mâles sont mobiles).

2) Développement du sporophyte

Même si plusieurs zygotes se forment sur le prothalle, un seul évolue. Immédiatement après la fécondation, le développement embryonnaire de cet unique zygote débute dans l'archégone et donc à la face inférieure du prothalle, le zygote n'est pas libéré et il n'y a pas de dormance. Le développement se fait au dépens du prothalle grâce à un organe appelé **suçoir** qui plonge dans les nervures du prothalle, au niveau du coussinet. Grâce au suçoir qui plonge dans le corps du prothalle, le jeune embryon vit quelque temps en parasite aux dépens du prothalle.

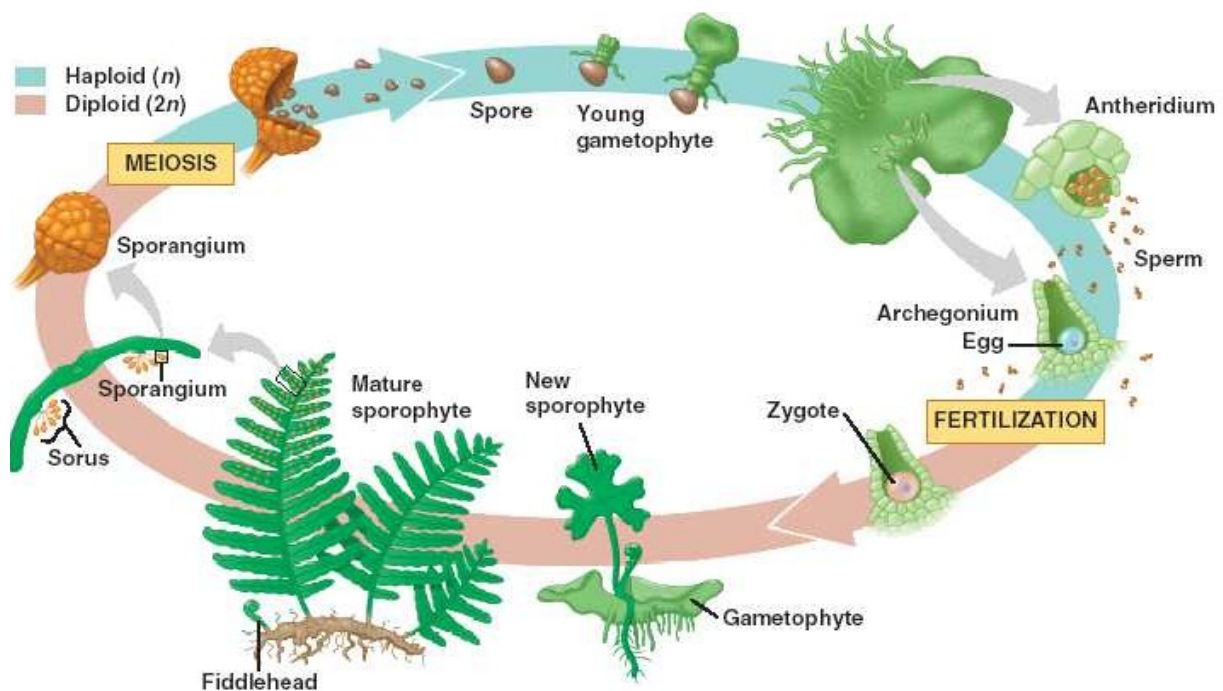


Très rapidement, le jeune embryon s'organise et constitue des zones méristématiques à destinée

précise : racine, rhizome, première feuille ... et très vite, il forme une petite fougère capable d'assurer son développement de façon autonome (absorption hydrominérale, photosynthèse) alors que le prothalle ne tarde pas à périr. La longévité du prothalle est donc limitée. Au bout de quelques années, cette plante feuillée assurera à son tour la production de méiospores et participera à la pérennité de l'espèce.

IV) Conclusion, le cycle de développement chez les filicophytes

La reproduction sexuée d'un organisme implique l'existence d'un cycle, le **cycle de reproduction**, dans lequel alternent une phase dont les représentants sont constitués de cellules haploïdes (**haplophase**) et une phase dont les représentants sont constitués de cellules diploïdes (**diplophase**). Ces phases nucléaires sont délimitées par la méiose et la fécondation. L'existence de ces phases nucléaires va de pair, chez les végétaux, avec l'existence de **générations**. Le **sporophyte** est la génération, constituée de cellules diploïdes, qui produit les méiospores ou tétraspores. Le **gamétophyte** est la génération, constituée de cellules haploïdes, qui produit les gamètes.



C'est donc un cycle digénétique. Dans ce cycle, l'extension de l'haplophase ou du gamétophyte est très réduite en taille et en durée comparée à celle de la diplophase ou du sporophyte. En marge du cycle de reproduction, il existe une efficace multiplication végétative par rupture du rhizome au niveau de ses ramifications.

Lors de la méiose sont réalisés des brassages chromosomiques conduisant à la formation de cellules haploïdes toutes génétiquement différentes : les méiospores (ou tétraspores). Ces méiospores donnent naissance aux prothalles producteurs des gamètes. La formation des prothalles puis des gamètes n'implique que des mitoses de sorte que les gamètes issus d'un prothalle ont le même génome haploïde que celui de la méiospore d'origine. La diversité génétique des gamètes et le hasard de la fécondation (loterie mendélienne) conduisent donc à la formation de zygotes originaux, génétiquement différents les uns des autres. Les populations formées par reproduction sexuée présentent donc une forte diversité génétique de leurs individus. Dans le cas des filicophytes, il faut noter que chez la plante feuillée, les allèles s'expriment à l'état diploïde alors qu'ils s'expriment à l'état haploïde chez les prothalles. En outre, ces prothalles aux cellules haploïdes sont bisexués ; leur génome haploïde possède donc les allèles permettant l'expression des deux sexes.